

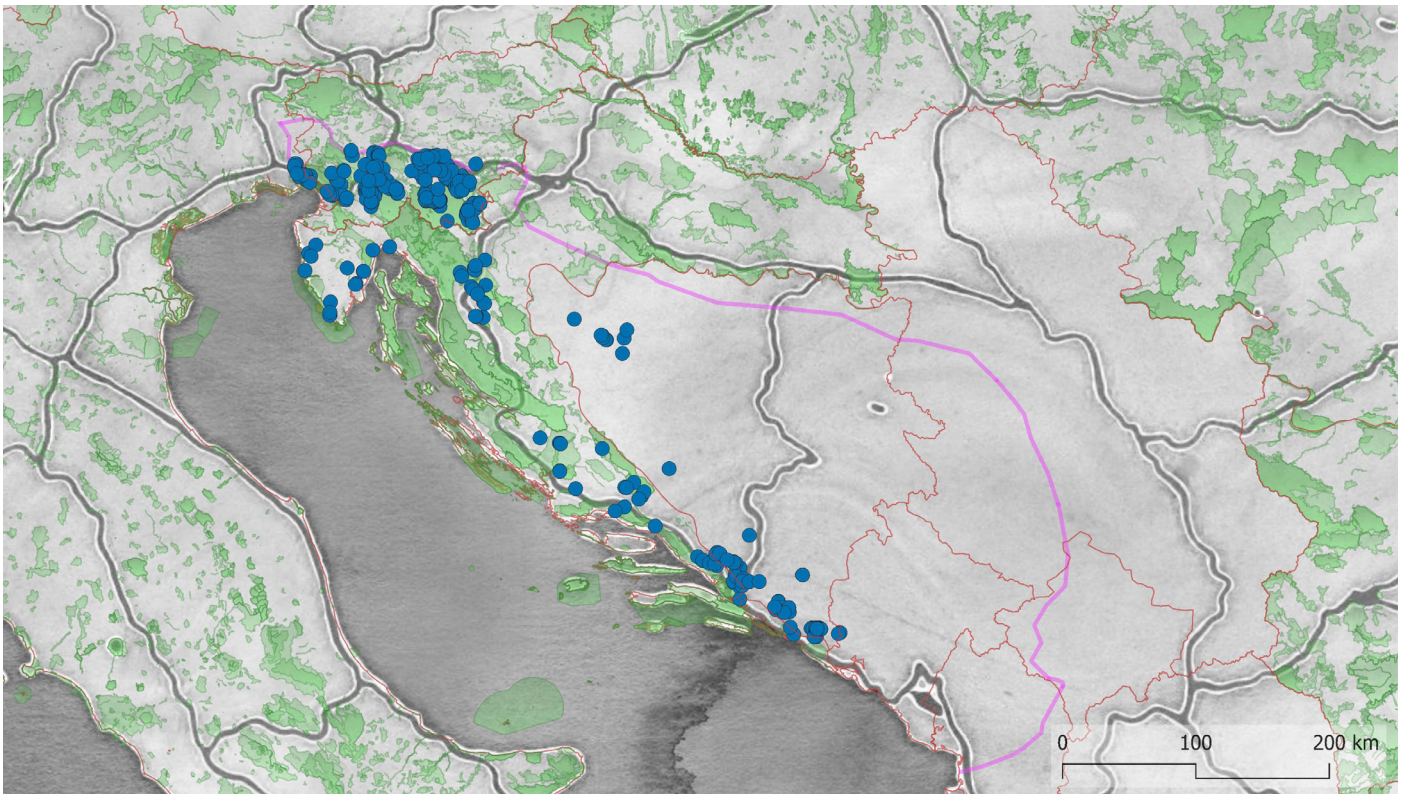
# KOLIKO ZAPRAVO POZNAJEMO ČOVJEČJU RIBICU, SIMBOL DINARSKOG KRŠA?

**Novosti u poznavanju taksonomije,  
biologije, biogeografije i ponašanja  
naše najpoznatije podzemne životinje**

Teo Delić, Valerija Zakšek, Peter Trontelj, Hans Recknagel

SubBio Lab, Oddelek za biologijo, Biotehniška fakulteta, Univerza v Ljubljani





**Slika 2.** | Geografska raširenost čovječje ribice, *Proteus anguinus*. Zelenom bojom prikazana su područja ekološke mreže Natura 2000, dok je područje Dinarskog krša omeđeno rozom linijom (Izvor podataka: SubBio DB, European Environmental Agency).

Dinarski je krš nadaleko poznat po iznimnom bogatstvu podzemnih životinja (Culver i sur., 2006; Zagmajster i sur., 2018). Štoviše, riječ je o podzemnim vrstama najbogatijem području na svijetu, stoga ne začuđuje što ga ponekad nazivamo i podzemnom Amazonom. Takvim se nazivljem koristimo jer istodobno želimo istaknuti bogatstvo, ali i površno poznavanje podzemne faune Dinarskog krša. Među stanovnicima podzemlja posebice se ističu različite skupine kopnenih ili vodenih beskraljčnjaka, koje uključuju desetke, ali i stotine vrsta prilagođenih životu u podzemnim uvjetima, poput kornjaša, paučnjaka, skokuna ili pak različitih skupina rakova (Deharveng & Bedos, 2018; Mammola i sur., 2018; Bregović, Fišer, & Zagmajster, 2019; Lukić i sur., 2019; Hlebec i sur., 2023). No sva raznovrsnost životnih oblika i strategija zasjenjena je od strane najvećeg stanovnika naših podzemnih voda, svojevrsnog kralja podzemlja, proteusa ili čovječje ribice – *Proteus anguinus* Laurenti, 1768 (Koller Šarić i sur. 2019; Kostanjšek i sur. 2023; Sket 1997) (Slika 1). Ta je životinja

često predstavljena kao neslužbeni simbol država u kojima je raširena, a njenim se izgledom, ili pak siluetom, u svojim amblemima poslužilo pregršt speleoloških društava ili, kao u primjeru Slovenije, njihovih krovnih organizacija (npr. Jamarska zveza Slovenije, <https://www.jamarskazveza.si/>).

Nijedna životinja koju nalazimo u podzemnim staništima dinarskog krša kod ljudi ne izaziva toliko čuđenja ili istraživačko zanimanje kao jedini pravi podzemni kraljeznjak u Europi. Dokaz je tome i nedavno objavljena monografija, objavljena na hrvatskom i engleskom jeziku, u kojoj je moguće pronaći istančane odgovore na pitanja o povijesti njenog istraživanja, značajki staništa, raširenosti po pojedinim državama, biologiji vrste, njejoj ugroženosti, pa sve do suvremenih trendova u istraživanjima (Koller Šarić i sur. 2019). Dakako, poznavanje biologije neke skupine ili pojedine vrste životinja često vodi k nastajanju novih, dodatnih pitanja, a u tom pogledu ne odstupaju ni čovječja ribica. Zato ćemo

se ovdje, radije no da ponavljamo činjenice o otkriću i njegovoj povijesnoj važnosti, pozabaviti naočigled jednostavnim pitanjima, koja su od velikog značaja za razumijevanje ovog jedinstvenog podzemnog stvorenja, a čije smo odgovore pokušali pronaći u istraživanjima provedenima u Skupini za podzemnu biologiju (SubBioLab: [www.subbio.net](http://www.subbio.net)), Odjela za Biologiju Biotehnološkog fakulteta Sveučilišta u Ljubljani.

Tako ćemo prvo pokušati odgovoriti na pitanja geografske raširenosti proteusa ili čovječje ribice. Na najjednostavnije od svih pitanja često možemo čuti veoma zanimljive odgovore. Tako ne čudi kako veliki dio javnosti, zbog spoja iznimne prepoznatljivosti ove životinje i desetljećima postojane promotivne politike, i dalje podrazumijeva da čovječju ribicu nalazimo u znamenitoj Postojnskoj jami. Naravno, ima i onih koji to malo prošire pa su mišljenja da je njezin dom u Sloveniji. Postoje i iznimni primjeri. Jedan takav je onaj nadomak Trilja, gdje je, danas gospodin u podmakloj dobi, u osnovnoj

školi dobio zaušnicu zbog tvrdnje kako se čovječja ribica „za velikih poplava može pronaći i u izvoru pred njegovom kućom“ (usmeno, neobjavljene informacije). Sve navedeno je, dakako, točno. Ali ne i isključivo. Čovječju ribicu možemo pronaći na širem području dinarskog krša, od njegove sjeverne granice na rijeci Soči (Isonzo u Italiji), preko sjeverozapadne BiH (Sanski most), pa sve do pograničnog područja između Bosne i Hercegovine i Crne Gore (Trebinje) (Slika 2) (Sket, 1997; Koller Šarić i sur. 2019; Recknagel i sur. 2023). I dok svjedočenja o susretima s proteusom, osim krajnje nevjerojatnih susreta s područja Crne Gore (Ćurčić i sur. 2008), nestaju istočno od Trebinja, upotreba novijih metoda napravila je korak dalje. Mogući tragovi DNA čovječje ribice pronađeni su čak na dva izvora u Crnoj Gori, uz samu granicu s BiH (Gorički i sur., 2017). Potencijalne otpale stanice kože čine tzv. okolišnu DNA (eng. environmental DNA ili skraćeno eDNA), koja se detektira filtriranjem izvorske vode i upotrebom molekularnih tehnika. Unatoč činjenici da se ovi rezultati donekle mogu opravdati postojećim hidrološkim vezama, do pronalaska živih jedinki oni ostaju krajnje dvojbeni. Osim što predstavljaju izazov u našem poimanju raširenosti čovječje ribice i funkcioniranju krša općenito, služe kao stalni podsjetnik na nužnost kritičkog razmišljanja i neprestanog preispitivanja postojećih podataka.

Na spomenutom području danas poznajemo više od 400 lokaliteta na kojima se ove životinje pojavljuju ili su se pojavljivale u bliskoj prošlosti, prije raznih infrastrukturnih i hidroloških zahvata (npr. izgradnja akumulacija na Lici ili Trebišnjici) (SubBio DB, 2023). Unatoč tome, o njihovom životu znamo jako malo. Ono što znamo, u velikoj mjeri proizlazi iz laboratorijskih dnevnika i držanja jedinki u zatočeništvu, dok su opaske o njihovu ponašanju u prirodi jako rijetke. Ukoliko i postoje, onda su kratkotrajne i pružaju tek površan uvid. Izuzetak tome predstavljaju dvije nedavno objavljene studije koje su svoj oslonac pronašle

u upotrebi suvremenih tehnologija. Upotreba potkožnih, specifično obojanih sondi (Balázs, Lewarne, & Herczeg, 2015), omogućila je ronionicima opetovano prepoznavanje jedinki i njihovog kretanja u razdoblju od nevjerojatnih osam godina. U posjetama roniaci su bilježili podatke položaja jedinki, a njihovi su rezultati ponudili zanimljive odgovore. Ono što bi kod ljudi mogli nazvati lijenošću, u slučaju čovječjih ribica nazvat ćemo izraženom teritorijalnošću. Niti jedna od obilježenih jedinki u osam se godina nije pomaknula više od 80 metara od originalnog mjesta opažanja. Ekstremna rekorderka pomaknula se u 230 dana za 38 m, dok je njen antipod na istom mjestu pronađen i nakon 2569 dana, odnosno nešto više od sedam godina (Balázs, Lewarne, & Herczeg, 2020). Suprotan primjer, koji ukazuje na dnevnu dinamiku u životu čovječjih ribica ponudilo je snimanje infracrvenim (IR) kamerama na jednom od površinskih izvora (Premate i sur., 2022). Snimke pokazuju da su čovječje ribice sposobne opetovano, praktički na dnevnoj bazi, koristiti površinska staništa. Na površinu izlaze noću, kada je najmanja razlika između stanišnih uvjeta pod zemljom i nad zemljom, a u podzemlje se povlače s izlazećim suncem. Razlog zbog kojega to rade nije u potpunosti jasan, no vjerojatno je povezan s dostupnošću hrane, jer u usporedbi s površinskim, podzemna staništa njome su siromašna.

Nadalje, jedna od učestalih zablude povezanih s čovječjom ribicom vezana je za njihovu rijetkost. Riječ je o životinji s uskom geografskom raširenošću, prisutnoj samo u dinarskom kršu. Međutim, to nipošto ne znači da u prirodi postoji tek nekoliko jedinki (dodatno o ovome nalazi se u poglavlju o genetskim istraživanjima i zaštiti čovječje ribice), već da je za interpretaciju njenog pojavljivanja potrebno „zrno soli“. Iako u većini slučajeva na terenu vidimo tek nekoliko jedinki, postoje slučajevi koji svjedoče o lokalnim populacijama velikih gustoća. Primjerice, nedavno preminuli speleobiolog Boris Sket (1936. – 2023.), pisao je kako u jednoj jami u blizini Kočevja

u Sloveniji prebiva više od 10 jedinki po četvornom metru (Sket, 1972). U našim istraživanjima u proteklih 10-ak godina, nekoliko smo puta naišli na populacije koje su brojale preko 50 jedinki. Najveće populacije u Hrvatskoj prelaze brojku od 400 jedinki (Koller Šarić i sur. 2019), međutim u špilji rekorderki ima ih čak i više. U Planinskoj jami, koja je dio 24 km dugačkog i podzemnim životinjama najbogatijeg sustava na svijetu Postojnsko-planinskog špiljskog sustava (Zagmajster, Polak, & Fišer, 2021), u 2015. i 2016. godini, uhvaćeno je 775, odnosno 824 jedinki (Fišer i sur., 2017). Životinje su bile uhvaćene za potrebe genetske identifikacije i testiranja metode za uspostavljanje tzv. monitoringa populacije, tj. praćenja stanja i brojnosti populacija u vremenu, a genetski uzorak uziman je brisom sluznice kože (Slika 3). Kao i u gore spomenutoj studiji o teritorijalnosti, i ovdje su se čovječje ribice pokazale kao izrazito vjerne lokalnom staništu. Čak 77 % jedinki uhvaćenih u obje godine pronađeno je na istom mjestu. Iako krajnjih rezultata o brojnosti ove populacije još uvijek nemamo, na temelju genetskih metoda predviđamo kako samo u Planinskom dijelu Postojnsko-planinskog špiljskog sustava boravi i više tisuća jedinki (Zakšek & Trontelj, 2017). Ovako velike brojke nikako ne isključuju činjenicu da je većina trenutno poznatih populacija čovječje ribice daleko malobrojnija. Također, nikako ne umanjuje nužnost njene zaštite. Dapače, manjak podataka o njihovoj brojnosti morao bi služiti kao opomena državnim institucijama jer ulaskom u EU i Slovenija i Hrvatska proglasile su, između ostalog, i Natura 2000 područja namijenjena očuvanju stanja populacija proteusa (Direktiva vijeća 92/43/EEC; Uredba o posebnih varstvenih obmoćjih; Uredba o ekološkoj mreži i nadležnostima javnih ustanova za upravljanje područjima ekološke mreže). Na žalost, i u jednoj i u drugoj državi monitoring podzemnih populacija čovječje ribice, ali i ostalih podzemnih životinja, u velikoj mjeri ostaje tek na papiru pisana stavka.



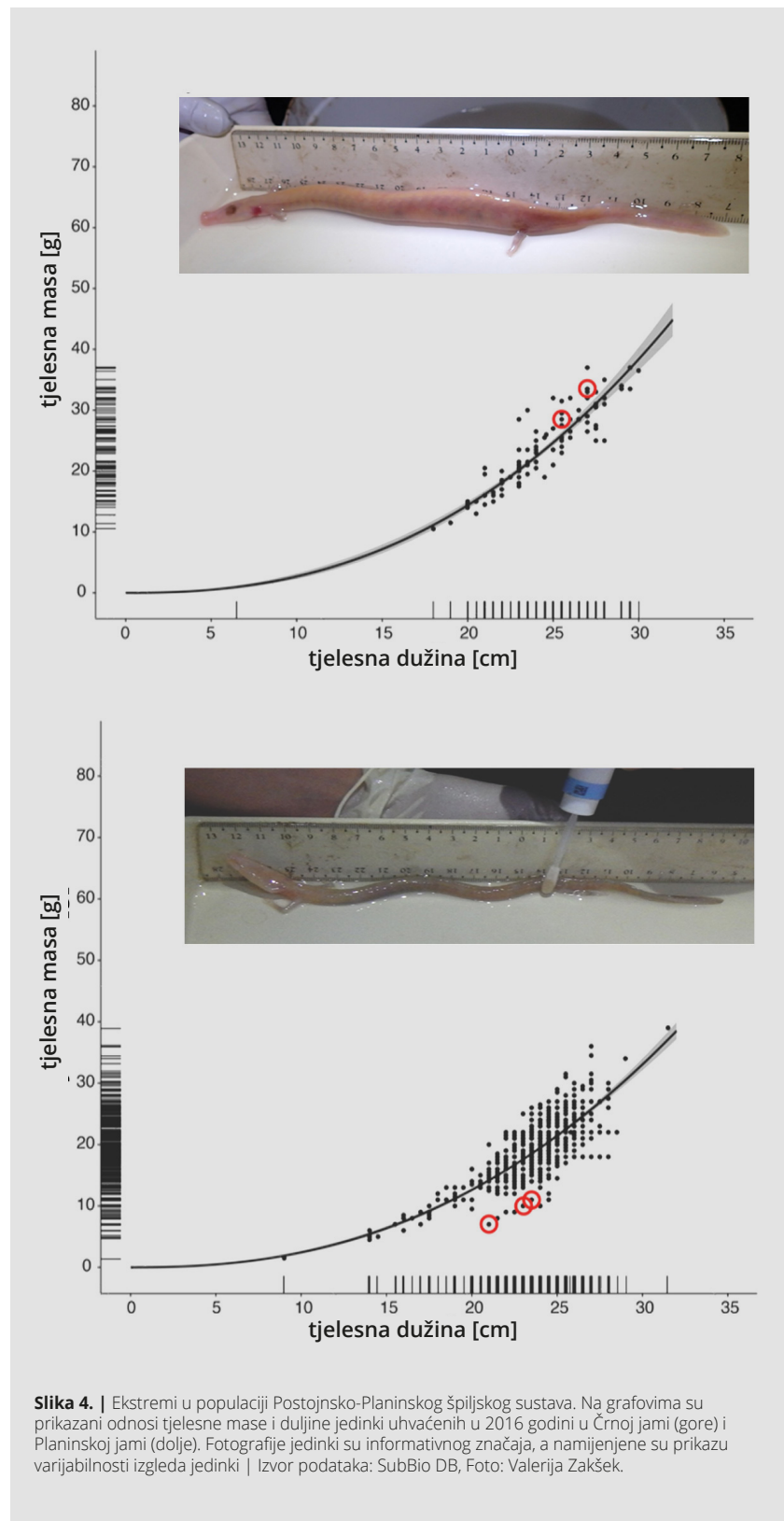
Slika 3. | U sklopu terenskog rada uhvaćenim jedinkama izmjerili smo dužinu i masu, te uzeli bris kože za potrebe genetske identifikacije | Foto: Valter Leban





Prilikom uzorkovanja u Postojnsko-Planinskom špiljskom sustavu vodili smo se idejom da radi minimalnog uznemiravanja u što kraćem roku, osim brisa sluznice kože za potrebe genetskih istraživanja, prikupimo i što više ostalih informacija. Stoga smo uhvaćenim životinjama izmjerili tjelesnu duljinu te masu. Na taj smo način pokušali odgovoriti na pitanje o duljini tijela čovječjih ribica, koje je zanimljivo zbog povremenih informacija, koje pristižu iz različitih područja areala vrste, o jedinkama čija duljina nadilazi 50 cm. Na temelju velikog broja uzoraka s područja areala vrste (>2000) možemo utvrditi kako bi čovječja ribica od 50 cm bila istinski div (SubBio DB, 2023). Većina odraslih jedinki bila je dugačka 20-30 cm, a tek rijetki primjerci dosežu veću duljinu od toga. O tome najbolje svjedoči članak (Fišer i sur., 2017) (Slika 4), u kojemu su od 200-ak jedinki tek dvije bile duže od 30 cm. Također, uočeno je kako se populacije razlikuju u relativnom odnosu duljine tijela i mase. Dok u većini primjera vrijedi kako kod odraslih čovječjih ribica jedan centimetar duljine možemo izjednačiti s jednim gramom mase, u nekim populacijama je očito kako su primjerci iste duljine dosegili dvostruko veću masu od onih iz geografski odvojenih populacija. Tako je najveći primjerak uhvaćen prilikom uzorkovanja, dužine 31 cm, težio čak 81 gram (Fišer i sur., 2017).

Geografski udaljene populacije rasprostranjene po velikom dijelu dinarskog krša, razlikuju se po nekim fizičkim značajkama. Primjerice, s velikom lakoćom možemo primijetiti razlike između dviju trenutno važećih podvrsta, bijele i crne, *P. a. anguinus* i *P. a. parkelj* Sket & Arntzen, 1994. Također, spomenuli smo kako se pojedine populacije razlikuju u duljini i masi (Fišer i sur., 2017). No valja se upitati postoje li među geografski udaljenim populacijama i genetske razlike? Kolike su te razlike, i mogu li one promijeniti naš pogled na ovu posebnu vrstu, to jest na njene dvije podvrste? Studije provedene sada već davne 2006. ukazale su na postojanje genetskih razlika među



**Slika 4.** | Ekstremi u populaciji Postojnsko-Planinskog špiljskog sustava. Na grafovima su prikazani odnosi tjelesne mase i duljine jedinki uhvaćenih u 2016. godini u Črnoj jami (gore) i Planinskoj jami (dolje). Fotografije jedinki su informativnog značaja, a namijenjene su prikazu varijabilnosti izgleda jedinki | Izvor podataka: SubBio DB, Foto: Valerija Zakšek.

populacijama koje su dovoljne da se pojedine skupine mogu nazvati i samostalnim vrstama (Gorički, 2006; Trontelj i sur., 2007, 2009). Međutim, broj uzorkovanih jedinki i količina podataka (tri mitohondrijska gena),

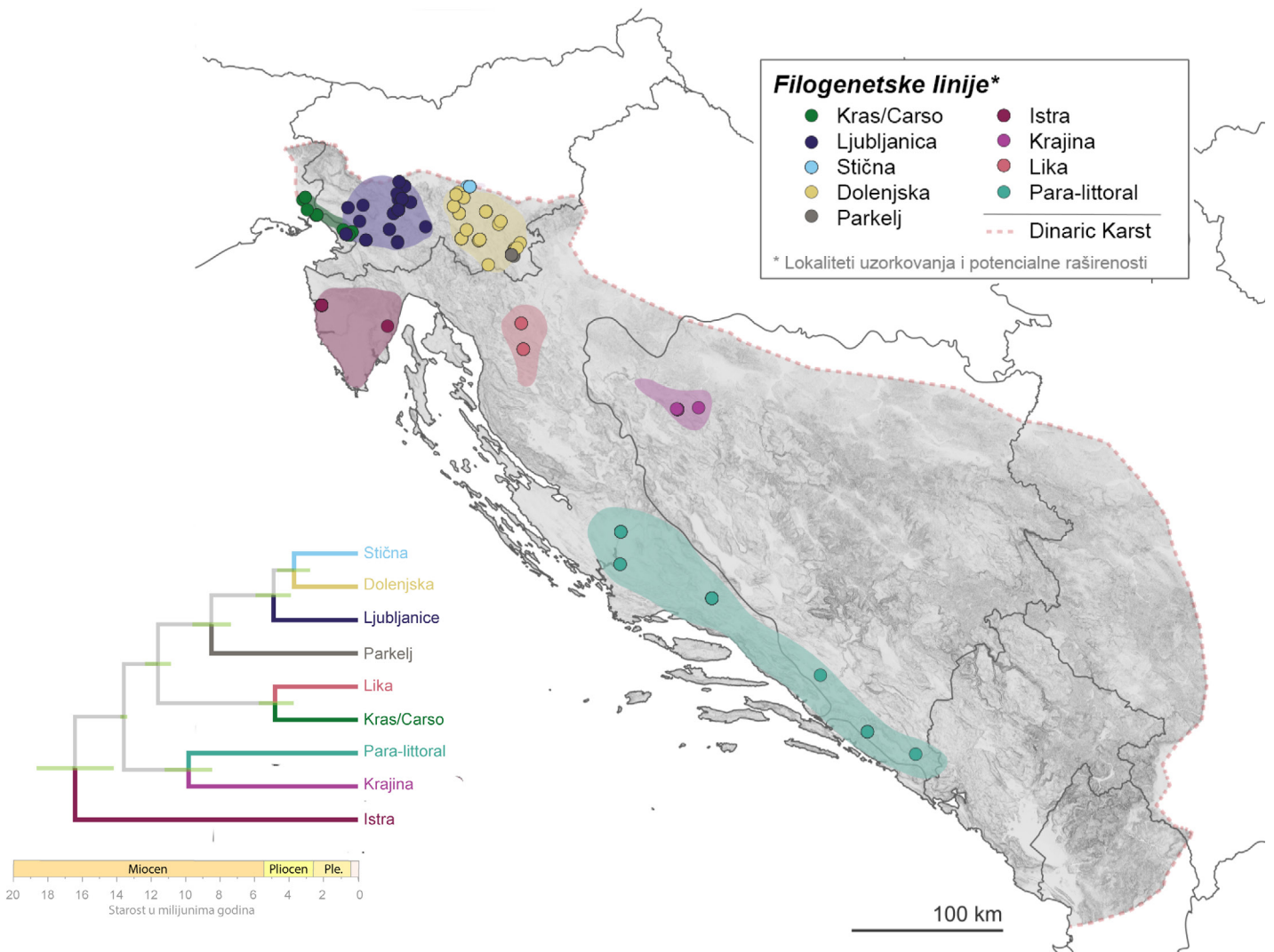
te senzibiliziranost stručne javnosti, zahtijevali su dodatne argumente za nedvojbenu potvrdu te hipoteze. Upravo zbog tog nedostatka razvoj metodologije i prikupljanje podataka potrajali su više od desetljeća i pol.

Višegodišnje uzorkovanje populacija na čitavom području raširenosti vrste, rezultiralo je prikupljanjem obilja materijala, kako morfološkog tako i genetskog, koji je iskorišten za testiranje spomenutih hipoteza (Recknagel i sur., 2023). Slično kao i 2006., analize mitohondrijskih podataka za više od 300 jedinki pokazale su kako možemo razlikovati jednu crnu i čak osam, na oko veoma sličnih, bijelih vrsta čovječjih ribica. Sve su nove vrste, osim na mitohondrijskom nivou, potvrđene i genomskim analizama, koje temelje na korištenju desetine tisuća genetskih markera (eng. Single-nucleotide polymorphism ili SNP) te nedvojbeno pokazuju

genetsku izoliranost različitih populacija (Recknagel i sur., 2023).

Pet od sveukupno devet vrsta prisutno je na teritoriju Republike Slovenije. Neke od vrsta međusobno dolaze u kontakt, tj. dolazi čak i do preklapanja njihovih područja raširenosti (Slika 5). Najočiti su primjer vrste prisutne na širem području južne Slovenije i crna vrsta iz Bele krajine (Gorički i sur., 2017). Štoviše, predstavnici dviju vrsta pronađeni su u istom izvoru (Recknagel, Premate, & Zakšek, 2022). Nešto slično događa se i u zapadnoj Sloveniji, gdje se susreće drugi par vrsta: tipska vrsta i vrsta vezana za podzemne tokove

rijeka Reke. Uz četiri već spomenute, u Sloveniji postoji još jedna vrsta, koja među svima ima najmanju geografsku raširenost (Recknagel i sur., 2023). Poznata je tek s manjeg područja središnjeg dijela države. Geografske raširenosti triju vrsta prisutnih u Republici Hrvatskoj, ne preklapaju se. Jedna od vrsta prisutna je u Istri, druga na području Like, a treća, ona s najvećim područjem raširenosti od svih, od rijeke Krke na sjeveru pa sve do Trebinja u BiH na jugu. Zadnja, deveta vrsta endem je sjeverozapadne Bosne i Hercegovine, s nekoliko lokaliteta na području Unsko-sanskog kantona (Recknagel i sur., 2023) (Slika 5).



**Slika 5.** | Filogenetsko stablo, grafički prikaz srodstvenih odnosa, prepoznatih geografskih skupina populacija čovječjih ribica (lijevo) i njihova geografska raširenost (desno) | Izvor podataka: SubBio DB, Recknagel i sur. 2023).





**Slika 6.** | Isječak iz bioraznolikosti Dinarskog krša; *Congerina kusceri*, *Sphaeromides virei*, *Anthroherpon cecai*, *Hadzinia* sp. (prvi red), *Travunia* sp., *Monolistra spinosa*, *Stygiulus fimbriatus*, *Lithobius sketi* (drugi red), *Velebitaphaenops giganteus*, *Niphargus balcanicus*, *Verhoeffiella* sp., *Bryaxis* sp. (treći red) | Foto: Teo Delić.

Osim da je riječ o devet potpuno različitih vrsta, testiranjem modela pokazali smo kako su preci čovječjih ribica, vjerojatno slični danas postojećoj crnoj vrsti, nekoliko puta i na različitim dijelovima raširenosti naseljavali podzemlje Dinarida (Recknagel i sur., 2023). Ako uzmemo u obzir

kakve su se sve promjene događale na području današnjeg Dinarskog krša u razdoblju od prije 17 (koliko procjenjujemo da je star zadnji zajednički predak današnjih vrsta) pa do prije 4 milijuna godina, to više i ne djeluje toliko neobično. To je razdoblje najintenzivnijeg orogenetskog

događanja na području Dinarida, Karpata i Alpa (Ustaszewski i sur., 2010; Handy, Ustaszewski, & Kissling, 2015; Neubauer i sur., 2015). Iz vapnenačkog su se platoa, uslijed geoloških promjena, ova područja uzdigla u prave gorske lance. Također, tada se događa i postupno





raspadanje i povlačenje velikog kontinentalnog mora, Paratetisa (Palcu i sur., 2021; Palcu & Krijgsman, 2023), ali i sistema velikih jezera koja su prekrivala dinarski krš, tzv. sistem dinarskih jezera (de Leeuw i sur., 2011; Neubauer i sur., 2015). Za kraj, a kako bi naglasili veličinu promjena

koje su se događale, spomenimo kako je u navedenom razdoblju, uslijed podvlačenja Afrike pod Euroaziju i zatvaranja gibraltarskog tjesnaca, dogodila i Mesinijska slana kriza (Krijgsman i sur., 1999; Gargani & Rigollet, 2007). To je razdoblje u kojemu je prekinuta veza između

Atlantika i Sredozemnog mora, što je dovelo do isušivanja čitavog Mediterana, uključujući i Jadransko more. Sve navedeno moglo je proizrokovati prostornu izolaciju populacija koja je s vremenom dovela do nastanka današnjih vrsta.



Svi navedeni rezultati dovode do promjena u našem poimanju čovječijih ribica i neminovno postavljaju pitanje o primjerenosti njihove zaštite. Naime, čovječja ribica, osim što je uključena u nacionalne mjere zaštite prirode, jedna je od tek triju špiljskih životinja (druge dvije su kornjaš tankovratić, *Leptodirus hochenwartii* Schmidt, 1832 i školjkaš *Congerius kusceri* Bole, 1962), uvrštenih u EU mrežu namijenjenu očuvanju prirodnih staništa i biološke raznolikosti – Natura 2000 (Uredba o posebnih varstvenih obmoćjih i Uredba o ekološkoj mreži i nadležnostima javnih ustanova za upravljanje područjima ekološke mreže). Dodatno, proteus ima status prioritetne vrste za zaštitu po takozvanoj Direktivi o staništima, temeljnom dokumentu zaštite prirode na nivou EU (Direktiva vijeća 92/43/EEC). U pravilu, to znači da čovječja ribica ima najviši stupanj zaštite na nivou Europske unije. Ali, pitanje koje iskače je što to zapravo znači za nove vrste? Zbog svojih, u usporedbi s cjelovitim područjem raširenosti roda, malih geografskih raširenosti, pojedinačne su, novootkrivene vrste mnogo ranjivije i podložnije promjenama u okolišu – regulaciji vodotoka za potrebe hidroelektrana, onečišćenju podzemnih voda, pretjeranom crpljenju podzemnih voda i slično. Sada, kad poprilično dobro poznajemo genetsku raznolikost populacija čovječijih ribica, po Direktivi o staništima dužni smo štititi i njihovu genetsku varijabilnost, a to podrazumijeva i zaštitu još neimenovanih vrsta, unatoč činjenici da one formalno još nisu opisane. Za dostizanje njihove pune zaštite, prijeko su nam potrebni opisi novih vrsta, jer samo vrste koje su znanstveno opisane, tj. imaju svoje znanstveno ime i prezime, možemo u punoj mjeri uključiti u postojeće okvire zaštite prirode. No osim samih opisa, potrebno je i kritički revidirati popis zaštićenih vrsta te, poštujući nova saznanja o njihovim raširenostima, nove vrste uključiti u EU Natura 2000 shemu zaštite okoliša. U ovom su trenutku opisi novih vrsta na putu. Zato očekujemo da ćemo idućih godina postati bogatiji za više vrsta ovih jedinstvenih podzemnih životinja te da će

njihova zaštita pridonijeti cjelovitijoj zaštiti krških značajnosti, kako nadzemnih tako i podzemnih. Kao krajnji rezultat, računamo da ćemo time poboljšati zaštitu, ne samo čovječijih ribica, nego i stotina drugih vrsta koje žive samo u dinarskom kršu i nigdje drugdje na svijetu, te čine razliku među nama i ostatkom svijeta (Slika 6).

## ► Literatura

- Balázs, G., Lewarne, B., Herczeg, G. (2020) Extreme site fidelity of the olm *Proteus anguinus* revealed by a long-term capture.pdf. *Journal of Zoology* 311: 99–105.
- Balázs, G., Lewarne, B., Herczeg, G. (2015). In situ underwater tagging of aquatic organisms: A test using the cave-dwelling olm, *Proteus anguinus*. *Annales Zoologici Fennici* 52: 160–166.
- Bregović, P., Fišer, C., Zagmajster, M. (2019). Contribution of rare and common species to subterranean species richness patterns. *Ecology and Evolution* 9: 11606–11618.
- Culver, D. C., Deharveng, L., Bedos, A., Lewis, J. J., Madden, M., Reddell, J. R., Sket, B., Trontelj, P., White, D. (2006). The mid-latitude biodiversity ridge in terrestrial cave fauna. *Ecography* 29: 120–128.
- Ćurčić, B. P. M., Decu, V., Juberthie, C. (2008). Cave-dwelling invertebrates in Montenegro. In: Makarov SE, Dimitrijević RN (eds.) *Advances in arachnology and developmental biology. Papers dedicated to Prof. Dr. Božidar Ćurčić*. Belgrade, Institute for Zoology, 35–55.
- Deharveng, L., Bedos, A. (2018). Diversity of Terrestrial Invertebrates in Subterranean Habitats. In: Moldovan OT, Kovač L, Halse S (eds.) *Cave Ecology*. Cham: Springer Nature Switzerland AG, 107–172.
- Direktiva vijeća 92/43/EEZ od 21. svibnja 1992. o očuvanju prirodnih staništa i divlje faune i flore. Službeni list Europske unije 15/ sv. 2. Dostupna na <https://eur-lex.europa.eu/legal-content/HR/TXT/PDF/?uri=CELEX:31992L0043>
- Fišer, Ž., Zakšek, V., Năpăruș-Aljančić, M., Aljančić, G., Delić, T., Trontelj, P. (2017). The utility of non-genetic data collected during genetic monitoring of proteus populations. *Natura Sloveniae* 19: 35–37.
- Gargani, J., Rigollet, C. (2007). Mediterranean Sea level variations during the Messinian salinity crisis. *Geophysical Research Letters* 34: 1–5.
- Gorički, Š. (2006). Phylogeographic and morphological analysis of European cave salamander (*Proteus anguinus*) populations. Doctoral Dissertation – University of Ljubljana, Biotechnical Faculty, Department of Biology, Ljubljana.
- Goricki, Š., Stankovic, D., Snoj, A., Kuntner, M., Jeffery, W. R., Trontelj, P., Pavić, M., Grizelj, Z., Naparus-Aljancic, M., Aljancic, G. (2017). Environmental DNA in subterranean biology: Range extension and taxonomic implications for *Proteus*. *Scientific Reports* 7: 91–93.
- Handy, M. R., Ustaszewski, K., Kissling, E. (2015). Reconstructing the Alps–Carpathians–Dinarides as a key to understanding switches in subduction polarity, slab gaps and surface motion. *International Journal of Earth Sciences* 104: 1–26.
- Hlebec, D., Podnar, M., Kučinić, M., Harms, D. (2023). Molecular analyses of pseudoscorpions in a subterranean biodiversity hotspot reveal cryptic diversity and microendemism. *Scientific Reports* 13: 1–14.
- Kostanjšek, R., Zakšek, V., Bizjak-mali, L., Trontelj, P. (2023). The olm (*Proteus anguinus*), a flagship groundwater species. *Groundwater Ecology and Evolution*. 305–327.
- Koller Šarić, K., Jelić, D., Kovač Konrad, P., Jalžić, B. (2019). *Proteus*. Association Hyla, Zagreb, pp. 249.
- Krijgsman, W., Hilgen, F. J., Raffi, I., Sierro, F. J., Wilson, D. S. (1999). Chronology, causes and progression of the Messinian salinity crisis. *Nature* 400: 652–655.
- de Leeuw, A., Mandić, O., Krijgsman, W., Kuiper, K., Hrvatović, H. (2011). A chronostratigraphy for the Dinaride Lake System deposits of the Livno-Tomislavgrad Basin: the rise and fall of a long-lived lacustrine environment in an intra-montane setting. *Stratigraphy* 8: 29–43.

- Lukić, M., Delić, T., Pavlek, M., Deharveng, L., Zagamajster, M. (2019). Distribution pattern and radiation of the European subterranean genus *Verhoeffiella* (Collembola, Entomobryidae). *Zoologica Scripta* 00: 1–15.
- Mammola, S., Cardoso, P., Ribera, C., Pavlek, M., Isaia, M. (2018). A synthesis on cave-dwelling spiders in Europe. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research* 56: 301–316.
- Neubauer, T. A., Harzhauser, M., Georgopoulou, E., Kroh, A., Mandic, O. (2015). Tectonics, climate, and the rise and demise of continental aquatic species richness hotspots. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 112: 11478–11483.
- Palcu, D. V., Krijgsman, W. (2023). The dire straits of Paratethys: gateways to the anoxic giant of Eurasia. *Geological Society Special Publication* 523: 111–139.
- Palcu, D. V., Patina, I. S., Şandric, I., Lazarev, S., Vasiliev, I., Stoica, M., Krijgsman, W. (2021). Late Miocene megalake regressions in Eurasia. *Scientific Reports* 11: 1–12.
- Premate, E., Fišer, Ž., Kuralt, Ž., Pekolj, A., Trajbarič, T., Milavc, E., Hanc, Ž., Kostanjšek, R. (2022). Behavioral observations of the olm (*Proteus anguinus*) in a karst spring via direct observations and camera trapping. *Subterranean Biology* 44: 69–83.
- Recknagel, H., Premate, E., Zakšek, V. (2022). First sighting of 'white' and 'black' olms (*Proteus anguinus*) in the same spring. *Natura Sloveniae* 24: 39–41.
- Recknagel, H., Zakšek, V., Delić, T., Gorički, Trontelj, P. (2023). Multiple transitions between realms shape relict lineages of *Proteus* cave salamanders. *Molecular Ecology*: 1–16.
- Sket, B. (1972). Zaščita jamske favne se ujema z življenskimi interesi prebivalstva. In: Peterlin S. (ed.) *Zelena knjiga o ogroženosti okolja v Sloveniji*. Ljubljana, 137–140
- Sket, B. (1997). Distribution of *Proteus* (Amphibia: Urodela: Proteidae) and its possible explanation. *Journal of Biogeography* 24: 263–280.
- Sket, B., Arntzen, J. W. (1994). A black, non-trogomorphic amphibian from the karst of Slovenia: *Proteus anguinus parkelj* n. ssp. (Urodela : Proteidae). *Bijdrage tet de dierkunde* 64: 33–53.
- Subbio, D. B. (2023). Subterranean Fauna Database. Subterranean Biology Lab, Department of Biology, Biotechnical Faculty, University of Ljubljana. <https://db.subbio.net/> [accessed on 12. 1. 2023.]
- Trontelj, P., Douady, C. J., Fišer, C., Gibert, J., Gorički, Š., Lefébure, T., Sket, B., Zakšek, V. (2009). A molecular test for cryptic diversity in ground water: how large are the ranges of macro-stygobionts? *Freshwater Biology* 54: 727–744.
- Trontelj, P., Gorički, Š., Polak, S., Verovnik, R., Zakšek, V., Sket, B. (2007). Age estimates for some subterranean taxa and lineages in the Dinaric Karst. *Time in Karst*: 183–189.
- Uredba o posebnih varstvenih območjih (območjih Natura 2000) (Uradni list RS, št. 49/04, 110/04, 59/07, 43/08, 8/12, 33/13, 35/13 – popr., 39/13 – odl. US, 3/14, 21/16 in 47/18). Dostupna na <http://www.pisrs.si/Pis.web/pregledPredpisa?id=URED283>
- Uredba o ekološkoj mreži i nadležnostima javnih ustanova za upravljanje područjima ekološke mreže („Narodne novine“ br. 80/13, 15/18 i 14/19). Dostupna na [https://narodne-novine.nn.hr/clanci/sluzbeni/2019\\_08\\_80\\_1669.html](https://narodne-novine.nn.hr/clanci/sluzbeni/2019_08_80_1669.html)
- Ustaszewski, K., Kounov, A., Schmid, S. M., Schaltegger, U., Krenn, E., Frank, W., Fügenschuh, B. (2010). Evolution of the Adria-Europe plate boundary in the northern Dinarides: From continent-continent collision to back-arc extension. *Tectonics* 29: 1–34.
- Zagamajster, M., Malard, F., Eme, D., Culver, D. C. (2018). *Subterranean Biodiversity Patterns from Global to Regional Scales* In: Moldovan OT, Kovač L, Halse S (eds.) *Cave Ecology*. Cham: Springer Nature Switzerland AG, 195–227.
- Zagamajster, M., Polak, S., Fišer, C. (2021). Postojna-planina cave system in slovenia, a hotspot of subterranean biodiversity and a cradle of speleobiology. *Diversity* 13: 1–18.
- Zakšek, V., Trontelj, P. (2017). Conservation genetics of proteus in the Postojna-Planina Cave System. *Natura Sloveniae* 19: 33–34.

## How well do we really know the olm, the symbol of Dinaric Karst? News in taxonomy, biology, biogeography and behaviour of our most famous subterranean animal

*Proteus anguinus*, the olm, is one of the most famous, if not the most famous subterranean animal in the world. Despite its recognisability, we lack knowledge about it, and we are still striving to answer basic questions, such as its distribution, the size of its population, the size of individuals and the relationships between the populations in the Dinaric Karst. In the last ten years, we have devoted a part of our research activities to address these issues. The answers to some of them can be found in the present text, but the most compelling is the one showing how the olm is not one species with two subspecies, one white and one black, but a group of nine species, separated already for millions of years and present in a large part of the Dinaric Karst. The changes in our understanding of the taxonomy, biogeography and behaviour of these unique organisms have contributed to the understanding not only of the olm as such, but also of the possible functioning of the Dinaric Karst. In addition, they question or highlight the weaknesses of the current system of protection of the subterranean realm, while at the same time offering possibilities to improve it in the name of more holistic protection of the entire olm's range, which, in addition to it homes hundreds of other subterranean species.